

Zur Biologie und Ökologie von *Rhantus consputus* S_{TRM.}

(Coleoptera, Dytiscidae)

Von Friedrich Kögel, München

Abstract

Rhantus consputus is a central and eastern European species. Though the Upper Rhine Valley is the most western point of distribution, there are big populations of *R. consputus* in certain habitats of this region. These are especially astatic ponds near the river, which are flooded at high water-level and dry up completely during a great part of the year. For *R. consputus* it is possible to develop in these habitats because of a very short embryonal and larval period. This means that in July/August there are only 16 days from the flooding of a pool until the larvae are ready to pupate. This includes the time for *Rhantus* imagines to find the pools and to lay eggs. Imagines as well as larvae prefer the larvae of *Aedes vexans* as food. Alternatively to *Aedes* the *Rhantus* larvae preyed only few Cladocera; Ostracoda or *Asellus aquaticus* were not eaten, if there were enough mosquito larvae to be found. Observations in nature have brought the same results. This means that *R. consputus* is adapted to the life cycle of *Aedes vexans*. It is able to develop at the same places in the same short time than the mosquito and to feed nearly exclusively on the larvae of *Aedes vexans*.

Einleitung

Obwohl die faunistischen, biologischen und ökologischen Kenntnisse ständig anwachsen, sind wir noch weit davon entfernt, auch nur annähernd vollständig über die mitteleuropäische Flora und Fauna berichten zu können. Vielmehr werden sich unsere Untersuchungen auch in Zukunft stets nur auf bestimmte Gruppen, bestimmte Regionen oder bestimmte Phänomene beziehen können. Je zahlreicher solche Einzeluntersuchungen werden, desto vollständiger können freilich auch die Gesamtaspekte beurteilt werden.

Schwieriger noch als faunistische Kartierungen gestalten sich dabei Untersuchungen zur Biologie und Ökologie bestimmter Arten. Sie erfordern meist eine längere Zeitspanne, intensive Freilandbeobachtungen und die Kombination unterschiedlicher Methoden. In einer Zeit, in der auch in der Wissenschaft der Zwang zu kurzfristigen, zeitlich, räumlich und nicht zuletzt finanziell zielorientierten Programmen deutlich spürbar ist, können derartige Vorhaben leider nur selten realisiert werden. So mag es bezeichnend sein, daß unsere heutigen Kenntnisse über die Biologie und Ökologie der Arten meist auf

Untersuchungen und Beobachtungen aus dem vorigen und dem Beginn unseres Jahrhunderts basieren.

Heute finden wir eine Situation vor, in der eine ganze Reihe von Arten durch unterschiedlichste Umwelteinflüsse und -zerstörungen verschwinden, ohne daß wir bisher über die Lebensweise dieser Arten hinreichend informiert wären. So ist jeder Ansatz, der zur Klärung derartiger Fragen beiträgt, grundsätzlich zu begrüßen. Auch vorliegende Arbeit möchte sich in diesem Sinne verstanden sehen. Die beschriebene Art, *Rhantus consputus*, gilt in der Bundesrepublik Deutschland als bedroht (GEISER et al. 1984), auch hier, wie so oft, wegen einer gravierenden Beeinträchtigung bzw. Zerstörung der natürlichen Lebensräume.

Material und Methoden

Vorliegende Untersuchungen fanden im Rahmen eines Forschungsprojektes zur Bekämpfung der Stechmücken in den Rheinauen statt (BECKER & LUDWIG 1983) und sind Teil des Arbeitsprogrammes zur Ermittlung der Rolle der Prädatoren der Stechmückenlarven im Ökosystem der Rheinauen (KÖGEL 1984). Die Untersuchungen fanden in den Jahren 1978–1981 statt und umfaßten sowohl Freilandbeobachtungen als auch umfangreiche Laborarbeiten.

Die Freilandbeobachtungen wurden im nördlichen Oberrheintiefland, insbesondere im Bereich der nördlichen Oberrheinniederung zwischen Speyer und Mannheim, durchgeführt. Sie umfaßten die Kartierung der Lebensräume von *Rhantus consputus* sowie Beobachtung der Larvalentwicklung und des Freßverhaltens in typischen Biotopen. Die Aufsammlungen erfolgten sowohl qualitativ als auch halbquantitativ.

Die Laborversuche dienten der Aufklärung des Freßverhaltens und der Larvalentwicklung unter kontrollierten Bedingungen. Imagines und Larven wurden in kleinen Glasgefäßen gehalten (je nach Versuchsansatz 32–1 000 ml Inhalt), die mit Pflanzenmaterial, kleinen Holzstückchen und Sand oder Kieselsteinen ausgestattet waren. In jedem Versuchsgefäß wurde grundsätzlich nur 1 Prädator gehalten. Die Fütterung erfolgte mit Stechmückenlarven der Art *Aedes vexans*, und zwar derart, daß während der gesamten Versuchsdauer Beutetiere als Nahrung zur Verfügung standen (ad libitum). An unterschiedlichen Tagen wurden nacheinander alle Larvenstadien verfüttert, an bestimmten Tagen den Prädatoren zusätzlich andere Beutetiere zur Wahl angeboten, teilweise mehrere Arten zugleich. Diese Vorgehensweise erlaubt Aussagen über die bevorzugte Beutegröße der Prädatoren sowie über die Präferenz hinsichtlich unterschiedlicher Beutetiere. Die Abhängigkeit der Freßrate von der Größe des Versuchsgefäßes wurde untersucht, der Einfluß einer Vielzahl weiterer Faktoren diskutiert (KÖGEL 1984). Die Versuche fanden in der Klimakammer bei 20° C statt mit einer Hell-/Dunkel-Periode von 17/7 h. Alle 24 h wurde die Freßrate bestimmt, die Versuchsdauer betrug 13 Tage, was der Larvalentwicklung (incl. Puppenstadium) von *Aedes vexans* entspricht.

Die Haltung der Prädatoren für die Zucht erfolgte vom Ei bis zur Imago in grundsätzlich ähnlicher Weise. Teilweise wurden die Versuche bei verschiedenen Temperaturen (mit unterschiedlicher Hell-/Dunkel-Periode) durchgeführt, um den Einfluß der Versuchstemperatur zu bestimmen. Gegen Ende des dritten Larvenstadiums wurden die Prädatorenlarven in eine „Verpuppungswanne“ gesetzt, die ihnen die Möglichkeit bot, zur Verpuppung an Land zu gehen.

Verbreitung und Biotopansprüche

Die Oberrheinebene stellt die Grenze des Verbreitungsgebietes von *Rhantus consputus* dar. Er kommt vor allem in den Steppen Südosteuropas vor, ist aus Österreich bekannt, in Deutschland selten (fehlt im Nordwesten ganz) und hat im Elsaß seine westliche Verbreitungsgrenze (SCHAEFLEIN 1971). Obwohl im Untersuchungsgebiet an der Verbreitungsgrenze, ist die Art dort keineswegs selten. Mit insgesamt 8 Fundorten (von 52 Sammelstellen) zählt *R. consputus* zu den 19 Arten, die am häufigsten (Präsenz) in den Stillgewässern der Rheinauen nachgewiesen wurden. Auch DANNAPFEL (1977) meldet die Art aus dem Gebiet der Hördter Rheinaue von 5 seiner insgesamt 28 Sammelstellen.

Von großem Interesse war, zunächst festzustellen, welche Biotope eine Art bevorzugt. Da für die Genese der Stillgewässer der Auen die Dauer der Wasserführung eine so hervorragende Rolle spielt, lag es nahe, die temporären von den perennierenden Stillgewässern abzugrenzen. Zu beiden Gewässertypen wurde etwa die gleiche Zahl an Sammelstellen besucht, was den direkten Vergleich ermöglicht. Bereits GALEWSKI (1963) unterschied die Arten der Gattung *Rhantus* hinsichtlich ihrer diesbezüglichen Ansprüche. Er teilt die Arten in zwei ökologische Gruppen ein: Die eine ist charakteristisch für kleine, temporäre Gewässer, die zweite für größere, tiefere, meist permanente Gewässer. Zur ersten Gruppe zählt GALEWSKI *R. pulverosus* und *R. notatus*, zur zweiten Gruppe *R. latitans*. Die gleiche Verteilung dieser Arten auf die beiden Gewässertypen konnte ich in den Rheinauen feststellen (vgl. Abb. 1).

Abb. 1: Zahl der Fundstellen verschiedener *Rhantus*-Arten in temporären und perennierenden Stillgewässern.

Art	Temporäre Stillgewässer	Perennierende Stillgewässer	Sonstige Gewässer
<i>Rhantus pulverosus</i>	5	3	3
<i>Rhantus notatus</i>	2	—	—
<i>Rhantus consputus</i>	5	3	—
<i>Rhantus latitans</i>	3	5	1

Über die Ökologie von *R. consputus* sind nur wenige Daten bekannt; GALEWSKI (1963) äußert die Vermutung, daß er zu den Bewohnern der Dauergewässer zu rechnen sei, berichtet aber auf der anderen Seite, er habe die Larven am Ufer kleiner Tümpel ge-

funden, an Stellen, die u. a. mit *Rorippa amphibia* bewachsen waren. Für das Untersuchungsgebiet liegen nun zahlreiche Daten vor, und es stellte sich heraus, daß *R. consputus* überwiegend in temporären Gewässern vorkommt (vgl. Abb. 1). Da nachgewiesen wurde, daß die Art auch hier ihren Fortpflanzungszyklus durchläuft (vgl. das folgende Kapitel), kann kein Zweifel bestehen, daß sie zu den Bewohnern dieses Gewässertyps zu rechnen ist. Es handelt sich vorzugsweise um jene Bereiche der Rheinauen, die bei Hochwasser überflutet werden (oft lediglich durch das ansteigende Grundwasser, d. h. ohne Kontakt zu anderen Gewässern), dann für eine gewisse Zeit Wasser führen, um schließlich wieder trockenzufallen, falls keine neue Hochwasserwelle kommt. Meist sind die Schluten oder Senken flach, stark verkrautet oder liegen inmitten ausgedehnter Schilffelder (Abb. 2).



Abb. 2: Typisches Brutbiotop von *Rhantus consputus*; durch Druckwasser geflutete Senke am Rheindamm bei Brühl, 31.05.1982.

Bezeichnend mag sein, daß von *R. consputus* (ähnlich wie bei anderen Arten) in manchen Jahren regelrechte Massenvorkommen (sowohl Larven als auch Imagines) in einem Temporärgewässer festgestellt werden konnten, d. h. unter zahlreichen Schöpfproben/Kescherzügen waren in der Mehrzahl der Fänge auch Tiere dieser Art. Ob dies mit besonders guten Fortpflanzungsbedingungen für die Art zusammenhängt, kann nur vermutet werden. Tatsache ist jedenfalls, daß die Besiedlung des gleichen Gewässers von Jahr zu Jahr stark schwanken kann, sowohl hinsichtlich der Artenzusammensetzung als auch in bezug auf deren Dominanz (vgl. HOCH 1968).

Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß *R. consputus* am Boden ausgetrockneter Gewässer überdauern kann, um offensichtlich so das nächste Hochwasser abzuwarten. Bei gelegentlichen Aufsammlungen konnten 3 Imagines in 2 verschiedenen ausgetrockneten „Gewässern“ gefunden werden. Diese Fähigkeit teilt *R. consputus* mit einer Reihe anderer Arten. Zwar zeigten die Freilandbeobachtungen, daß wohl der größere Teil der Population aktiv abwandert, einige Tiere bleiben jedoch zurück und verbergen sich unter der Schicht abgestorbenen Pflanzenmaterials am Boden des ehemaligen Gewässers. Bezeichnenderweise teilen dieses Verhalten nicht alle häufigen Arten gleichermaßen (es ist also keine statistische Wahrscheinlichkeit, solche Tiere zu finden), sondern es scheint für bestimmte Arten, wie eben *R. consputus*, eine besondere Form der Anpassung an den Lebensraum zu sein.

Entwicklung

Eiablage: Am 29. 5. 78 konnte ein Weibchen in Kopula in einem frisch gefluteten Hochwassertümpel gefangen werden. Es wurden im Labor insgesamt 57 Eier abgelegt, davon 54 am 30. 5. und nochmals 3 am 31. 5. 78. Die klebrigen, lang-elliptischen Eier von 1,3 mm Länge und 0,6 mm Breite wurden meist auf Blätter abgelegt (38 Stück), zum Teil auch direkt an die Seitenwände bzw. den Boden des Aquariums geheftet.

GALEWSKI (1963) gibt als Eizahlen von *Rhantus*-Weibchen 2–23 Stück an. Die Beobachtungen bei *R. consputus* zeigen, daß zumindest von dieser Art wesentlich mehr Eier abgelegt werden können. Dies erklärt, warum in manchen überfluteten Schluten oft große Mengen von Larven gefunden werden, obwohl keine Imagines entdeckt werden können. Die hohe Eiablagezahl muß als eine Anpassung an den Brutbiotop der Art gewertet werden: In den temporären Tümpeln kann es oft durch vorzeitiges Austrocknen zu Verlusten kommen, und nur hohe Larvenzahlen garantieren das Fortbestehen der Art.

Embryonalentwicklung: Die Embryonal- und Larvalentwicklung wurde im Labor im Thermostaten mit natürlichem Oberlicht bei einer Temperatur von nachts 10° C (während 10 h) / tagsüber 20° C (während 14 h) beobachtet. Damit wurden die im Frühsommer oft stark wechselnden Wassertemperaturen des Freilandes simuliert. Die Embryonalentwicklung dauerte bei 10/20° C im Durchschnitt 6,8 Tage; im einzelnen wurden 14mal 6 Tage, 20mal 7 Tage und 5mal 8 Tage beobachtet. Insgesamt schlüpften aus den 57 abgelegten Eiern lediglich 39 Larven (= 68 %).

GALEWSKI (1963) gibt (ohne Temperaturangabe – wahrscheinlich ist Zimmertemperatur gemeint) für die Gattung eine Dauer der Embryonalentwicklung von 4–5 Tagen (bei *R. notatus* 8 Tage) an. Für *R. consputus* muß diese Zeitspanne unter günstigen Temperaturen (ständig über 20° C) als noch kürzer angesehen werden. Diese läßt jedenfalls der Vergleich mit anderen untersuchten Arten erwarten. So verkürzte z. B. bei *Coelambus impressopunctatus* eine Temperaturerhöhung von 10/20° C auf Zimmertemperatur die Embryonalentwicklung von 8,1 auf 3,5 Tage (vgl. Abb. 3). Auch Beobachtungen im

Abb. 3: Entwicklungsdauer von *Rhantus consputus* unter konstanten Laborbedingungen im Vergleich zu anderen Käferlarven.

Art	Zucht- temperatur (°C)	Embryonal- entwicklung (Tage)	Erstes Larven- stadium (Tage)	Zweites Larven- stadium (Tage)	Drittes Larven- stadium (Tage)	Larval- entwicklung (Tage)	Puppen- ruhe (Tage)	Gesamt- entwicklung ³ (Tage)
<i>Hygroplitis versicolor</i>	15/20	—	— 9	2 8	2 44	1 61	1 —	—
<i>Coelambus impressopunctatus</i>	Zimmer- temperatur	3,5	6 4,3	4 4,3	4 18,0	4 24,8	6 8,2	5 —
<i>Coelambus impressopunctatus</i>	10/20	8,1	49 9,6	30 8,2	27 32,7	9 49,8	9 14,6	9 64,3
<i>Rhantus consputus</i>	10/20	6,8	39 4,6	13 5,1	9 $\geq 6,2^2$	5 $\geq 16,2^2$	5 —	—
<i>Rhantus consputus</i>	Außen- temperatur	—	— —	— —	— —	— —	— 17,5	5 —
<i>Helochares obscurus</i>	15	—	— 20	4 22	1 68	1 109	1 —	—
<i>Helochares obscurus</i>	15/20	$\geq 13^1$	— 11	4 14	3 58,3	3 83,3	3 22,5	2 102
<i>Helochares obscurus</i>	20	—	— 9	7 6,8	8 37,2	6 48,8	5 21,8	5 72,3
<i>Hydrophilus caraboides</i>	10/20	$\geq 9^1$	— 9,1	11 4,6	9 13,3	4 27,0	4 38,8	4 65,8

¹ Eikokon bzw. Imagines mit Eisansack wurden aufgesammelt.² Die Tiere verstarben am Ende des dritten Larvenstadiums (vgl. Text).³ Ohne Embryonalentwicklung.

Freiland, wonach *Rhantus*-Larven bereits wenige Tage nach dem Überfluten von Aue-Schluten nachgewiesen wurden, sprechen für eine äußerst kurze Embryonalentwicklung (vgl. Larvalentwicklung).

Larvalentwicklung: Die frisch geschlüpften Erstlarven besitzen bereits eine Länge von 4,5 mm ohne Cerci und Antennen (mit Cerci 6 mm lang), die Zweitlarven messen 9–11 mm ohne Cerci (11–13 mm mit Cerci), und die Drittlarven erreichen schließlich eine Länge von 17–18 mm (etwa 20 mm mit Cerci, Abb. 4 und 5).

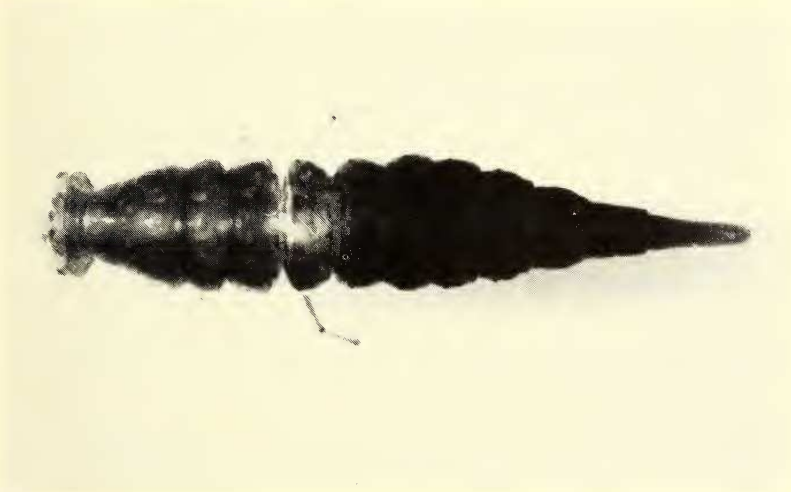


Abb. 4: *Rhantus consputus*, Drittlarve (Originalgröße 18 mm ohne Cerci).



Abb. 5: *Rhantus consputus*, (Originalgröße 17 mm ohne Cerci).

Die Larvalentwicklung war für die gewählte Zuchttemperatur von 10/20° C überraschend kurz. Insbesondere wurde nicht erwartet, daß das dritte Larvenstadium nur unwesentlich länger dauert als die beiden vorherigen. Üblicherweise ist es etwa 3mal so lang wie jedes der vorherigen Entwicklungsstadien (vgl. die anderen Arten in Abb. 3). So wurde es im Versuch versäumt, die Larven von *R. consputus* rechtzeitig in die Verpuppungswannen zu setzen, und die Larven starben in ihren Aquarien. Es ist deshalb grundsätzlich nicht auszuschließen, daß sie zu diesem Zeitpunkt noch nicht verpuppungsreif waren. Allerdings gibt GALEWSKI (1963) für die Entwicklungsdauer der Larven der Gattung *Rhantus* ähnliche Werte an (ohne jedoch die Zuchttemperatur zu nennen): Das erste Stadium dauerte 3–5 Tage, das zweite 5–7 Tage und das dritte 7–10 Tage. Seine Werte liegen also im gleichen Größenbereich wie die für *R. consputus* festgestellten, insbesondere ist das dritte Stadium ähnlich kurz.

Es ist anzunehmen, daß die Entwicklung von *R. consputus* bei höheren Temperaturen wesentlich schneller abläuft; im Extremfall ist an eine Halbierung der Werte, ähnlich wie bei *Coelambus impressopunctatus*, zu denken. Die gesamte Larvalentwicklung würde dann weniger als 10 Tage dauern, wofür natürlich auch im Freiland ein Überangebot an Nahrungstieren Voraussetzung wäre.

Daß diese schnelle Entwicklung tatsächlich möglich ist, wurde im Freiland nachgewiesen. In einer Schlute, die – ohne Verbindung zu einem Dauergewässer – am 21.7. 81 geflutet wurde (und davor etwa 5–6 Wochen trocken lag), konnte die Entwicklung der Larven von *R. consputus* verfolgt werden. Bei der ersten systematischen Untersuchung, 8 Tage nach der Überflutung, wurden Erstlarven beobachtet, nach 13 Tagen bereits frühe Viertlarven und am 6.8., nach nur 16 Tagen, waren die Larven bereits fett und verpuppungsreif. Bei systematischen Nachforschungen in bereits wieder trockengefallenen Bereichen der Schlute konnte eine *Rhantus*-Larve gefunden werden, die sich bereits eine Puppenwiege unter den dicht aufliegenden, abgestorbenen Gräsern, knapp unter der Erdoberfläche gebaut hatte. Vom Fluten der Senke (dem frühest möglichen Termin für eine Eiablage) bis zum „Verpuppen“ waren also lediglich 16 Tage vergangen. Die gesamte Embryonal- und Larvalentwicklung konnte in diesem Zeitintervall ablaufen.

Am 7.8. war bereits die gesamte Senke trockengefallen. Aus mehr als 10 Puppenwiegen, die (nach dem Schlüpfen der Imagines) im Freiland entdeckt wurden, kann gefolgert werden, daß ein großer Teil der Population in der angegebenen Zeit die Entwicklung beendete. Auch von den am 6.8. ins Labor mitgenommenen Larven erstellten alle in den nächsten Tagen ihre Puppenwiege, nahezu die Hälfte bereits am 7.8.

Verpuppung: Die Larven bauen sich ihre Puppenwiegen dicht unter der Oberfläche, meist unter auf dem Boden liegenden Blättern, im Freiland auch unter einer dichten Schicht abgestorbener Pflanzenteile. Die Kammer ist kugelig von etwa 12 mm Durchmesser und 10 mm Höhe und mit einer Erdschicht von 3–10 mm abgedeckt. Nur in einem Falle (von ca. 15 untersuchten Kammern) konnte eine Puppenwiege in etwa 4 cm Tiefe gefunden werden. Im Freiland wurde beobachtet, daß bis zu 4 Puppenwiegen direkt nebeneinander angelegt waren.

Die „Puppenruhe“ dauerte unter Freilandtemperaturen im August 1981 17,5 Tage ($n = 5$). Dies ist – im Vergleich zur Larvalentwicklung – ein recht hoher Wert, vergleicht man ihn z. B. mit den Daten für *Coelambus impressopunctatus* (Abb. 3). Einen wesentlichen Bestandteil an dieser Zeitspanne hat allerdings der Aufenthalt der Larve in der Puppenkammer vor der Verpuppung. In dieser Zeit baut die Larve die Puppenkammer bzw. ruht als Praepupa. GALEWSKI (1963) gibt diese Zeitspanne für die Gattung *Rhantus* mit 7–10 Tagen an. Sie ist damit sogar etwas länger als die Zeit (7 Tage), welche die Puppe schließlich in der Puppenkammer ruht. Von dieser im Verhältnis zur gesamten Ruhezeit kurzen Dauer des eigentlichen Puppenstadiums bei den Dytiscidae berichtete bereits BERTRAND (1927).

Nahrungserwerb

Das Freßverhalten der Imagines wurde im Labor, das der Larven in Labor und Freiland untersucht. Die Freßraten der Imagines in bezug auf Stechmückenlarven sind in Abb. 6 wiedergegeben. Die aufgelisteten Werte anderer Prädatoren sollen lediglich zum Vergleich dienen und hier nicht näher diskutiert werden (vgl. KÖGEL 1984).

Mit durchschnittlich 214 gefressenen Stechmückenlarven und -puppen während der 13tägigen Versuchsdauer ($n = 5$) und bis zu 40 erbeuteten Dritt- und Viertlarven pro Tag waren die Imagines von *R. consputus* die gefräßigsten Wasserkäfer. Bevorzugt wurden Drittlarven erbeutet, gefolgt von Viertlarven; Erstlarven vermochten die Tiere nur in geringer Zahl, also wohl eher zufällig, zu erbeuten (vgl. Abb. 6). Die Imagines bevorzugten also größere Beutetiere (bezogen auf die Entwicklungsstadien von Stechmückenlarven). Die Beute wird im Schwimmen mit den Vorderbeinen gepackt und meist auch im Schwimmen verzehrt, wobei die Käfer oft passiv zur Wasseroberfläche treiben. Der Freßvorgang dauert nur wenige Sekunden (bei erbeuteten Drittlarven im Durchschnitt 5 sec.). Die Beutetiere wurden auch bei sehr hohen Freßraten stets vollständig aufgefressen, lediglich von Viertlarven wurde manchmal der Kopf übriggelassen. (Unvollständiges Auffressen der Beutetiere bei manchmal nur niedrigen Freßraten, wie es z. T. andere Arten zeigten – vgl. *Hydaticus transversalis* in Abb. 6 –, wurde als ungenügende Adaption des Prädators an die entsprechende Beute gewertet.) Der Kot der Versuchstiere enthielt als wesentlichen Bestandteil Chitinbruchstücke der Stechmückenlarven.

Besondere Aufmerksamkeit wurde den Larven von *R. consputus* gewidmet. Sie erwiesen sich in hohem Maße als adaptiert an *Aedes vexans*. Während ihrer gesamten Entwicklung fraßen sie bevorzugt Stechmückenlarven, in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium zwischen 4,6 und 10,6 pro Tag (vgl. Abb. 7), maximal 20 Viertlarven von *Aedes vexans* pro Tag. Ihre Gefräßigkeit wurde im Laborversuch unter 6 getesteten Arten (Coleoptera) lediglich von den Larven von *Hydrophilus caraboides* übertroffen.

Die Gefäßgröße hatte bei den verwendeten kleinen Zuchtgefäßen keinen Einfluß auf die Freßrate. Im zweiten Larvenstadium wurden 5 Larven von *R. consputus* in Glasdosen mit 32 ml Wasser gehalten, 4 weitere in solchen mit 60 ml Wasser. Die Freßraten beider

Abb. 6: Durchschnittliche Freßrate und bevorzugte Beutegröße von *Rhantus consputus* bei Fütterung mit Larven von *Aedes vexans* im Vergleich zu anderen Prädatoren.

Art	Freßrate während jeweils 2 Tagen				Gesamt- freßrate	%				n
	Erst- larven	Zweit- larven	Dritt- larven	Viert- larven		Erst- larven	Zweit- larven	Dritt- larven	Viert- larven	
<i>Sigara striata</i>	4,7	7,5	8,6	2,5	23,3	20	32	37	11	14
<i>Cymatia coleoptrata</i>	14,0	19,8	8,5	2,7	45,0	31	44	19	6	4
<i>Nepa cinerea</i>	2,5	6,5	20,5	32,9	62,4	4	10	33	53	2
<i>Notonecta glauca</i>	1,7	22,1	44,2	25,0	93,0	2	24	48	27	9
<i>Plea leachi</i>	19,8	11,8	10,0	4,4	46,0	43	26	22	10	4
<i>Hydrometra stagnorum</i>	3,0	7,5	9,5	2,1	22,1	14	34	43	10	2
<i>Hyphydrus ovatus</i>	5,0	8,0	8,4	2,8	24,2	21	33	35	12	2
<i>Hygrotus inaequalis</i>	6,0	6,0	1,6	0	13,6	44	44	12	0	2
<i>Hydroporus angustatus</i>	2,0	8,5	4,5	0,6	15,6	13	54	29	4	2
<i>Hydroporus palustris</i>	9,6	7,6	2,7	0,2	20,1	48	38	13	1	9
<i>Hydroporus planus</i>	1,0	4,0	4,7	2,0	11,7	9	34	40	17	2
<i>Laccophilus byalinus</i>	9,8	13,5	12,3	3,4	39,0	25	35	32	9	4
<i>Rhantus consputus</i>	4,0	29,6	63,0	43,4	140,0	3	21	45	31	5
<i>Hydaticus transversalis</i>	0	0	1,5	4,0	5,5	0	0	27	73	2

Gruppen waren jedoch gleich groß: Die erste Gruppe erbeutete 216 Stechmückenlarven an insgesamt 27 Tagen (Freßraten aller Tiere und aller Tage addiert), also 8,0 Larven pro Tag; die zweite Gruppe 150 Stechmückenlarven an insgesamt 19 Tagen, also 7,9 Larven pro Tag. Diese Unabhängigkeit der Freßrate von der Gefäßgröße wurde als gute Adaptation an die jeweiligen Beutetiere gewertet. Bei anderen Arten verringerte sich die Zahl der gefressenen Beutetiere mit zunehmender Gefäßgröße, bei *Sigara striata* z. B. von 38 auf 31 pro Versuchsserie. Hier müssen hohe Freßraten in kleinen Gefäßen auch auf die unnatürlich enge Haltung von Räuber und Beute zurückgeführt werden. (Allerdings sind extrem hohe Dichten von *Aedes*-Larven im Freiland durchaus keine Seltenheit.)

Abb. 7: Freßraten der Larven von *Rhantus consputus* bei Larven von *Aedes vexans* als Beute.

Larvenstadium (des Prädators)	Freßrate pro Tag (erbeutete <i>Aedes</i> -Larven)	Versuchsdauer (Tage)	n	Bevorzugte Beutegröße (Larvenstadium der Beute)
Erstlarve	4,6	4,6	13	Drittlarven
Zweitlarve	7,6	5,1	9	Viertlarven
Drittlarve	10,6	6,2	5	Viertlarven

Bevorzugt wurden größere Stechmückenlarven gefressen, im ersten Larvenstadium Drittlarven, später dann Viertlarven. Wurden anfangs die Beutetiere so ausgesaugt, daß die Chitinteile relativ unersehrt erhalten blieben (wie bei Dytiscidae-Larven recht verbreitet), so waren bei den älteren Käferlarven die Reste der Beutetiere regelrecht zerfetzt, und oft blieben lediglich Kopf und Atemsiphon erhalten.

Die *Rhantus*-Larven zeigten eine sehr hohe Präferenz für Stechmückenlarven. Es wurden verschieden alten Käferlarven verschieden große Cladocera (1,5–2,5 mm lang) angeboten. Dabei fraßen die Käferlarven insgesamt lediglich 11 der 79 angebotenen Cladocera (= 14%), jedoch 110 der 203 gleichzeitig angebotenen Stechmückenlarven (= 54%). Von den angebotenen Ostracoda (6 Beutetiere, etwa 2 mm lang) und *Asellus aquaticus* (15 Beutetiere, 4–5 mm lang) erbeuteten die Larven von *R. consputus* kein einziges Tier.

Als besonders kennzeichnend muß jedoch das Verhalten der Larven im Freiland gewertet werden. Solchen Beobachtungen ist stets ein größerer Wert beizumessen als Laborversuchen. Leider konnten die *Rhantus*-Larven jedoch im Freiland nicht zur Art bestimmt werden. Wahrscheinlich handelte es sich bei den beobachteten Larven aber stets um *R. consputus*; zumindest schlüpften bei der Weiterzucht von 9 Larven aus dem Untersuchungsgebiet ausschließlich Imagines dieser Art.

Die Käferlarven zeigten ein gänzlich unterschiedliches Verhalten an Stellen, wo es Stechmücken gab, im Vergleich zu dort, wo es keine gab. Waren genügend *Aedes*-Larven vorhanden, ernährte sich *Rhantus* anscheinend ausschließlich von diesen. Die Larven saßen meist verborgen unter Schilfstengeln in der Nähe der Wasseroberfläche. Da sie meist

die ganze Zeit völlig regungslos verharrten, konnte sie nur schwer entdeckt werden. Wanderte ein Tier ausnahmsweise ein Stück und geriet in die Nähe einer zweiten *Rhantus*-Larve, wurde es sofort angegriffen. Es konnte jedoch nie beobachtet werden, daß sich die Tiere gegenseitig töteten. Die Larven haben sicher keine strengen Reviere, sorgen durch dieses Verhalten aber offensichtlich dafür, daß sie sich gleichmäßig auf den Wasserkörper verteilen.

Acht Käferlarven konnten beim Verzehr eines Beutetieres beobachtet werden, in jedem Fall eine Viertelarve von *Aedes vexans*. Zwei weitere Tiere ergriffen mit einer raschen, ruckartigen Bewegung eine Stechmückenlarve. Es wurde kein Versuch beobachtet, ein anderes Beutetier zu fangen, und auch kein fehlgeschlagener Versuch beim Ergreifen einer Stechmückenlarve registriert. Die *Rhantus*-Larven haben sich offensichtlich vollständig auf *Aedes*-Larven als Beutetiere eingestellt.

Ganz anders war das Verhalten der *Rhantus*-Larven in Bereichen, in denen es keine Stechmückenlarven gab. In den entsprechenden Restwasserpflützen schwammen die Tiere die ganze Zeit unruhig hin und her und legten zum Teil große Strecken zurück. Mögliche Beutetiere beachteten sie nur selten, auch wenn sie dicht daran vorbeischwammen. In einer größeren Pflütze, die neben zahlreichen Turbellaria und Cladocera vor allem *Rhantus*-Larven und wenige Kaulquappen enthielt, wurden 4 Drittlarven von *Rhantus* mit Beute beobachtet. Das erbeutete Tier war in jedem Fall eine kleinere Dytiscidae-Larve. Drei vergebliche Fangversuche wurden im gleichen Gewässer registriert: Einer auf einen *Laccobius*, einer auf eine Kaulquappe, einer auf eine kleinere Dytiscidae-Larve. Die *Rhantus*-Larven lauerten dabei der Beute nicht auf, sondern versuchten sie mehr oder weniger im „Vorbeischwimmen“ zu ergreifen. Von den zahlreichen Turbellaria und Cladocera nahmen sie offensichtlich keinerlei Notiz.

In einem recht kleinen Loch (etwa 50×30 cm Wasserfläche) befanden sich zahlreiche Kaulquappen von etwa 1 cm Länge und etwa ebenso viele Dytiscidae-Larven. Es wurden 5 *Rhantus*-Larven mit Beutetieren beobachtet: 3 mit einer kleineren Dytiscidae-Larve, 2 mit einer Kaulquappe.

Die Freilandbeobachtungen zeigen, daß die Larven von *R. consputus* – in Abhängigkeit von Angebot an Beutetieren – unterschiedliche Verhaltensmuster zeigen. Eine ähnliche Beobachtung machte FORMANOWICZ (1982) bei Larven von *Dytiscus verticalis*.

Zusammenfassung und Diskussion

Die geschilderten Ergebnisse geben folgendes Bild über Biotoppräferenzen, Entwicklung und Fressverhalten von *Rhantus consputus*. Die Art, obwohl in Mitteleuropa selten und nach der „Roten Liste“ als „gefährdet“ eingestuft, gehört im nördlichen Oberrheintiefland zu den verbreiteten Arten, an mehreren Fundstellen konnten regelrechte „Massenvorkommen“ registriert werden. Typische Lebensräume sind die temporären, meist flachen, stark verkrauteten Gewässer im Bereich der Weichholz-Aue, die bei

Hochwasser entweder durch direkte Überflutung oder aber durch das steigende Grundwasser geflutet werden. Besonders im Biotopen des zweiten Typs, meist durch Deiche vom Rheinstrom getrennt, wurde die Art gefunden.

Die Imagines können am Boden der ausgetrockneten Gewässer überleben und so auf die nächste Überflutung warten. Ähnliches beobachteten WESENBERG-LUND (1912) bei *Agabus*- und *Rhantus*-Arten und BURMEISTER (1939) bei den Hydroporinae. Wie groß die Überlebenschance der auf diese Weise verborgenen Tiere ist, kann nur abgeschätzt werden. ENGELHARDT (1951) vermutet, daß die meisten zur Beute von Vögeln und anderen Insektenfressern werden. Es darf jedoch als sicher angesehen werden, daß ein gewisser Prozentsatz das erneute Fluten des Gewässers bei einer Hochwasserwelle erlebt. Diese Tiere können nun – bereit zur Eiablage – einen neuen Generationszyklus einleiten. Nur Arten, die sofort nach Hochwassereintritt die frisch gefluteten Gebiete besiedeln, haben eine echte Chance, daß ihre Larven – vom Nahrungspotential der *Aedes*-Larven lebend – sich in diesen Gewässern fertig entwickeln können. Ob diese rasche Eroberung der betreffenden Gewässer ausschließlich durch im Boden verborgene, sozusagen auf das nächste Hochwasser wartende Tiere erfolgt, oder ob manche Arten, wie z. B. *Coelambus impressopunctatus*, *Rhantus consputus* oder *Hydrophilus caraboides*, einen instinktartigen Wandertrieb in diese Gebiete entwickelt haben, kann aufgrund des bisherigen Wissensstandes nicht entschieden werden. Wahrscheinlich spielen beide Faktoren eine Rolle. Freilandbeobachtungen haben mehrfach bestätigt, daß bereits wenige Tage nach dem Fluten eines Aue-Gebietes zahlreiche Käferlarven vorhanden sind.

R. consputus zeichnet sich durch eine im Vergleich zu anderen Wasserkäfern kurze Embryonal- und Larvalentwicklung aus. Erstere dauerte bei einer Temperatur von 10/20° C 6,8 Tage, die Larvalentwicklung etwa 16 Tage. Im Freiland wurden im Juli für Embryonal- plus Larvalentwicklung (inklusive der Zeit, die nach dem Fluten des Brutgewässers bis zur Eiablage verstrich) 16 Tage festgestellt. Bemerkenswert scheint die Tatsache, daß die kurze Larvalentwicklung bei *R. consputus* insbesondere zu Lasten des dritten Larvenstadiums geht, welches gleich lang dem ersten, geringfügig länger als das zweite Larvenstadium ist. Bei anderen untersuchten Arten währte das dritte Larvenstadium etwa 3mal so lang wie das zweite. Dieses relativ kurze dritte Larvenstadium bei *R. consputus* bedingt auf der anderen Seite eine besonders lange „Puppenruhe“. Sie ist deutlich länger als das dritte Larvenstadium, bei anderen Arten (weitere Ausnahme *Hydrophilus caraboides*) jedoch stets viel kürzer. Die kurze Embryonal- und Larvalentwicklung ermöglicht es der Art, temporäre Gewässer mit sehr kurzer Wasserführung zu besiedeln und dort den Fortpflanzungszyklus zu durchlaufen.

Als Nahrung haben sich insbesondere die Larven im Untersuchungsgebiet weitgehend auf Larven von *Aedes vexans* spezialisiert, welche in den gleichen Gewässern in ungeheurer Zahl ihren Entwicklungszyklus durchlaufen. Auch von anderen Vertretern der Gattung *Rhantus* ist bekannt, daß sie Freifeinde der Stechmückenlarven sind. Erste Hinweise finden sich bei WESENBERG-LUND (1912), der die Larven vor allem in Schmelzwassertümpeln nach der Schneeschmelze beobachtete und vermutete, daß die Imagines auf dem Boden der ausgetrockneten Tümpel den Sommer überdauern. Aber auch BLUNCK

(1925) und BERTRAND (1927) zählen Stechmückenlarven zu den Hauptbeutetieren von *Rhantus*, und 1943 äußert WESENBERG-LUND die Vermutung, daß „in unseren Mückenteichen Larven und Puppen der Mücken mit den *Rhantus*-Larven zusammengehören“ (alle Autoren ohne Artangabe). Auch in neueren Arbeiten wird immer wieder *Rhantus* als Freßfeind von Stechmückenlarven im Freiland genannt; u. a. von JAMES (1961, *R. notatus*; 1966, *Rhantus*-Larven) und MOGI (1978).

Für *R. consputus* wurde die enge Verknüpfung seines Entwicklungszyklus mit demjenigen von Stechmückenlarven – zumindest im Untersuchungsgebiet – erstmalig nachgewiesen. Er, insbesondere die Larven, ist wohl als wichtigster Freßfeind von *Aedes vexans* unter den Wasserkäfern im Untersuchungsgebiet anzusehen. Imagines und besonders die Larven haben sich durch hohe Freßraten, Spezialisierung auf den Beutetyp *Aedes* und kurze eigene Entwicklungszeit auf *Aedes vexans* als Beutetiere eingestellt.

Literatur

- BECKER, N., LUDWIG, H. W. (1983): Mosquito control in West Germany. – Bull. Soc. Vector Ecol., 8 (2): 85–93.
- BERTRAND, H. (1927): Les Larves des Dytiscides, Hygrobiides, Haliplides. – Paris.
- BLUNCK, H. (1925): Die Zucht der Wasserkäfer. – In: ABDERHALDEN, E. (Edit.) Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, 2, Methoden der Süßwasserbiologie: 293–310; Berlin, Wien.
- BURMEISTER, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage, 1, Adephaga: 1–307; Krefeld.
- DANNAPFEL, K.-H. (1977): Faunistik und Ökologie von Wasserkäfern im Naturschutzgebiet „Hördter Rheinaue“ bei Gernersheim (Insecta: Coleoptera). – Mitt. Pollichia, 65: 5–81; Bad Dürkheim/Pfalz.
- ENGELHARDT, W. (1951): Faunistisch-ökologische Untersuchungen über Wasserinsekten an den südlichen Zuflüssen des Ammersees. – Mitt. Münchner Ent. Ges., 41 (1): 1–135; München.
- FORMANOWICZ, D. R. (1982): Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): The assessment of prey density. – J. Anim. Ecol., 51 (3): 757–767; Oxford.
- GALEWSKI K. (1963): Immature stages of the Central European species of *Rhantus* DEJEAN (Coleoptera, Dytiscidae). Bull. Ent. Pologne, 33 (1): 3–93; Wrocław.
- GEISER, R. et al. (1984): Rote Liste der Käfer (Coleoptera). – In: BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W., SUKOPP, H. (Edit.) Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland: 75–114; Greven.
- HOCH, K. (1968): Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewässer insbesondere des Mündungsgebietes der Sieg. – Decheniana, 120 (1/2): 81–133; Bonn.
- JAMES, H. G. (1961): Some predators of *Aedes stimulans* (WALK.) and *Aedes trichurus* (DYAR) (Diptera: Culicidae) in woodland pools. – Can. J. Zool., 39: 533–540.
- JAMES, H. G. (1966): Insect Predators of Univoltine Mosquitoes in Woodland Pools of the Pre-Cambrian Shield in Ontario. – Canad. Ent., 98: 550–555.
- KÖGEL, F. (1984): Die Prädatoren der Stechmückenlarven im Ökosystem der Rheinauen. – Diss., Naturwiss.-Math. Gesamtfakultät Univ. Heidelberg. 347 S. u. Anhang; Heidelberg.
- MOGI, M. (1978): Population Studies on Mosquitoes in the Rice Field Area of Nagasaki, Japan, especially on *Culex tritaeniorhynchus*. – Trop. Med., 20 (4): 173–263.
- SCHAEFLEIN, H. (1971): 4. Familie: Dytiscidae, echte Schwimmkäfer. – In: FREUDE, H., HARDE, K. W., LOHSE, G. A. (Edit.) Die Käfer Mitteleuropas, 3: 16–89; Krefeld.

- WESENBERG-LUND, C. (1912): Biologische Studien über Dytisciden. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogeogr., Suppl. **5**: 1–128; Leipzig.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. — 682 S.; Kopenhagen, Berlin, Wien.

Anschrift des Autors:
Dr. Friedrich Kögel
St.-Martin-Str. 21
D-8000 München 90